

Kampf- und Kontaktverhalten bei Kolibris

Von

DIETER POLEY¹⁾, Heidelberg

Bislang unbefriedigend sind die Beobachtungen des Verhaltens von Kolibris im Freileben, und nicht minder unklar sind die Deutungen dieses Verhaltens. Mit einigen wenigen Ausnahmen (Skutch 1940, Wagner 1952 und 1959) werden die Kolibris von allen anderen Autoren als sehr aggressiv und streitsüchtig beschrieben. Unterstützt wird dieses Bild noch durch Gefangenschaftsbeobachtungen, die ebenfalls für die Aggressivität dieser Vögel zu sprechen schienen. Aus diesem Grunde erscheint es wichtig, das über mehrere Jahre hinweg von einigen Arten in Gefangenschaft gesammelte ethologische Material zu differenzieren und es mit eigenen Freilandbeobachtungen aus Mexiko zu vergleichen.

Das bislang als Komplex „Streit und Kampf“ angesprochene inter- und intraspezifische Verhalten wurde speziell durch die Arbeiten von Wagner und Skutch revidiert und differenziert und zerfällt demnach in die drei Komponenten **K a m p f**, **S p i e l** und **B a l z**. Da wegen der Schnelligkeit der Kolibris alle Freilandbeobachtungen weitgehend Stückwerk bleiben und die bisherigen Interpretationen des Verhaltens das Ergebnis vieler Einzelbeobachtungen sind, soll im folgenden der Versuch unternommen werden, eigene Gefangenschaftsbeobachtungen mit Freilandbeobachtungen zu vergleichen. Hält man Kolibris auf relativ engem Raum, so ergibt sich dabei zwangsläufig, daß Teil 1, also der Kampf, in mehr oder weniger ausgeprägter Form über Spiel und Balz dominiert. Die Situation der in solchen Kämpfen ständig Unterliegenden kann innerhalb weniger Stunden so katastrophale Folgen zeigen, daß man schließlich gezwungen wird, diese Tiere aus der Voliere zu isolieren. Die Abgrenzung der drei Komponenten Kampf, Spiel und Balz gelang nicht in allen Fällen hundertprozentig, da über das Verhalten der in Frage kommenden Arten Freilandbeobachtungen nicht oder nur spärlich existieren.

Die Freilandbeobachtungen wurden in den Monaten Juli, August und September 1971 in Mexico gemacht, und zwar in folgenden Gebieten:

Hochtal und umliegende Berge von Mexico D.F. (speziell Nationalpark „Desierto de los Leones“), Umgebung von Oaxaca und verschiedene Gebiete Süd-Chiapas (speziell Gegend von Huixtla und Tapachula). Diese Reise war nur mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft und durch das großzügige Entgegenkommen der Duisburger Zoo AG, die mich für die zweite Hälfte der Reise vom Dienst freistellte, möglich. Herrn Dr. H. O. Wagner sage ich an dieser Stelle für die vielen fruchtbaren Diskussionen herzlichen Dank.

1) Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft

Die Gefangenschaftsbeobachtungen wurden im Zoologischen Institut der TH Braunschweig und im Zoo Duisburg vorgenommen. Dabei wurden folgende Arten gehalten und über einen längeren Zeitraum beobachtet:

<i>Amazilia amazilia</i>	<i>Amazilia franciae</i>
<i>Agyrtria fluviatilis</i>	<i>Heliodoxa leadbeateri</i>
<i>Chlorostilbon gibsoni</i>	<i>Ionolaema schreibersii</i>
<i>Thalurania glaucopis</i>	<i>Helianthea wilsoni</i>
<i>Colibri coruscans</i>	<i>Aglaeactis cupripennis</i>
<i>Boissonneaua matthewsi</i>	<i>Eriocnemis luciani</i>
<i>Heliodoxa jacula</i>	<i>Eriocnemis vestita</i>
<i>Threnetes ruckeri</i>	<i>Metallura thyriantia</i>
<i>Phaethornis yaruqui</i>	<i>Damophila juliae</i>
<i>Anthracothorax nigricollis</i>	<i>Amazilia tzacatl</i>
<i>Heliangelus viola</i>	<i>Amazilia amabilis</i>
<i>Doryfera ludoviciae</i>	

Im Zoo Duisburg wurden weitere Aufzeichnungen zu den genannten Verhaltensweisen bei Kolibris folgender Arten gemacht:

<i>Colibri cyanotus</i>	<i>Ocreatus underwoodi</i>
<i>Colibri delphinae</i>	<i>Agelaiocercus kingi</i>
<i>Chlorostilbon melanorhynchus</i>	<i>Campylopterus villaviscensio</i>
<i>Urochroa leucura</i>	<i>Thalurania watertoni</i>
<i>Hylocharis sapphirina</i>	

Im Freiland konnten folgende Arten beobachtet werden:

<i>Campylopterus rufus</i>	<i>Archilochus colubris</i>
<i>Campylopterus hemileucurus</i>	<i>Calypte anna</i>
<i>Colibri thalassinus</i>	<i>Amazilia rutila</i>
<i>Abeillia abeillia</i>	<i>Amazilia violiceps</i>
<i>Hylocharis leucotis</i>	<i>Lampornis clemenciae</i>
<i>Amazilia cyanura</i>	<i>Lampornis amethystinus</i>
<i>Lampornis viridipallens</i>	<i>Stellula calliope</i>
<i>Lamprolaima rhami</i>	<i>Atthis heloisa</i>
<i>Eugenes fulgens</i>	<i>Selasphorus rufus</i>
<i>Heliomaster longirostris</i>	

I. Agonistisches Verhalten

A. Gefangenschaftsbeobachtungen

Wie in Freiheit, so verteidigen die Kolibris auch in der Gefangenschaft ihren Sitzplatz, ihr Revier und ihre Futterquelle mit großer Zähigkeit. Dabei kann man verschiedene Verhaltensformen unterscheiden:

1. Verteidigung des Sitzplatzes

Colibri coruscans (Abb. 1). Nähert sich ein *C. coruscans* einem sitzenden Tier derselben Art, so erkennt man sein Vorhaben, sich zu setzen, an der Schnabelhaltung. Der Schnabel weist nach unten, also in Richtung des Astes, wenn der Anflug von oben erfolgt. Dieses „Astzeigen“ mit dem Schnabel

ist bei *C. coruscans* im Gegensatz zu kleineren Arten die Regel. Der auf dem Ast sitzende Vogel streckt seinen Schnabel dem anfliegenden entgegen und stellt seine Federohren ab. Sehr oft bringt er dann ein schrilles Rufen wie „tititriitschitschitschi“. Hat sich der Ankömmling niedergelassen, spreizt der Verteidiger seinen Schwanz und sticht mit dem Schnabel in die Richtung des Angreifers. Sehr häufig stellt er dabei die Flügel etwas ab. Der Angreifer hat seinen Schwanz ebenfalls gespreizt, was einmal durch den Bremsflug beim Landen bedingt sein, zum anderen Aggressivität ausdrücken kann. Der Anflug kann auch mit zusammengelegtem Schwanz erfolgen, in jedem Falle aber mit abgestellten „Ohren“. Außerdem schlägt der An-

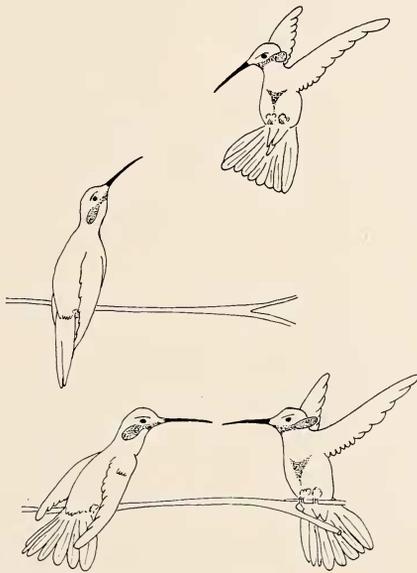


Abb. 1. Anflug eines *Colibri coruscans* auf einen besetzten Ast (oben) mit anschließendem Schnabelfechten (unten)

fliegende auch nach dem Setzen noch ein wenig mit den Flügeln und sticht mit dem Schnabel in die Richtung des Sitzenden. Diese Schnabelfechtereie geht so lange weiter, bis einer der beiden Kolibris unter ständigem Trippeln auf dem Ast eine Position außerhalb der Schnabelreichweite des anderen gefunden hat. Nun unterbleibt das gegenseitige Androhen, Flügel und „Ohren“ werden angelegt, der Schwanz zusammengefaltet. Dieses latente Stadium bleibt bis zum Abflug oder irgendeiner anderen Bewegung eines der beiden Rivalen bestehen. Ein Putzen des Verteidigers, wohl als Überraschungsbewegung, habe ich nur selten beobachtet. Bei Putzbewegungen eines Partners nimmt der andere sofort mit abgestellten „Ohren“ und Flügeln sowie mit gespreiztem Schwanz die Aggressivitätshaltung ein. Meist

kommt es dann zum plötzlichen Angriff mit beiderseitigem Auffliegen und zum wirklichen Flugkampf. Dabei fliegen die Tiere mit weit geöffneten Schnäbeln und nach vorn gestreckten Füßchen aufeinander los. Fliegt der Angreifer aus der latenten Situation zuerst wieder ab, wird er vom Revierinhaber noch eine kurze Strecke mit schrillen Rufen verfolgt. Fliegt der Verteidiger — unter Rufen — ab, erfolgt keine Reaktion beim Angreifer.

Setzen sich Kolibris kleinerer Arten in geringer Entfernung neben *C. coruscans*, so genügt schon die Aggressivitätshaltung und ein schrilles Rufen, damit sie sich entfernen.

In Extremfällen, meist im Zuge der noch zu behandelnden Luftkämpfe, kommt es zu einem Auffliegen des Angreifers auf den Revierinhaber. Aus dieser Situation entwickeln sich sofort wieder Luftkämpfe.

Phaethornis yaruqui und *Threnetes ruckeri* (Abb. 2). Die Verteidigung des Sitzplatzes findet in der gleichen Art wie bei *C. coruscans* statt. Dabei öffnen beide Tiere ihre langen gebogenen Schnäbel, so daß deren meist grell gefärbten Innenseiten zu sehen sind; bei *Ph. yaruqui* sind sie blutrot, bei *Th. ruckeri* schwefelgelb. Das latente Stadium ist immer kürzer als bei

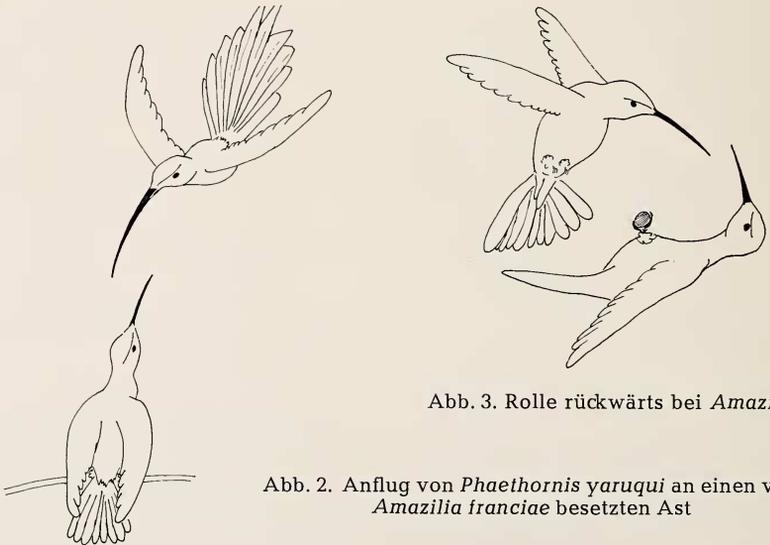


Abb. 3. Rolle rückwärts bei *Amazilia*

Abb. 2. Anflug von *Phaethornis yaruqui* an einen von *Amazilia franciae* besetzten Ast

C. coruscans, und stets fliegt einer der beiden auf, um den noch Sitzenden von hinten oben anzugreifen. Der Sitzende streckt dem Angreifer immer den geöffneten Schnabel entgegen, während dieser in kurzen Bögen vor oder hinter ihm herumschwirrt. Aus diesem kombinierten Luft-Sitz-Kampf geht dann ebenfalls der echte Luftkampf hervor.

Arten der Gattung *Amazilia* — *Agyrtria* — *Chlorostilbon*. Wird ein sitzender Kolibri angegriffen, so geschieht dies immer in der für diese Tiere charakteristischen Weise von hinten oben. Das bei *Colibri coruscans* häufig beobachtete Schnabelfechten findet bei den kleineren Arten der Gattung *Amazilia* nur sehr selten statt. Allerdings konnte es auch interspezifisch beobachtet werden, z. B. zwischen *Amazilia tzacatl* und *A. franciae*. Der Anflug von oben erfolgt stumm. Durch das Fluggeräusch alarmiert, streckt der Sitzende seinen Schnabel dem Ankömmling entgegen und spreizt seinen Schwanz. Häufig hört man dann rauhe Rufe. Kommt der Angreifer genau von hinten oben, so biegt der Angeflogene seinen Kopf bis fast auf den Rücken, um seinen Schnabel in die Richtung des Angreifers zu bringen. Der Schnabel ist dabei leicht geöffnet. Um aus dem Bereich des ihm entgegengereckten Schnabels zu bleiben, läßt sich der Angreifer etwas nach unten absinken. Darauf kippt der Angegriffene häufig in einer halben Rolle rückwärts um den Ast und streckt nun am Ast hängend weiterhin seinen Schnabel dem Angreifer entgegen (Abb. 3). Nach kurzem Verharren in dieser Haltung läßt sich der angegriffene Kolibri vom Ast fallen, wendet in der Luft und liefert dem Angreifer ein Luftgefecht.

Doryfera johannae. Die Kolibris dieser Art verteidigen ihren Sitzplatz nur mit Schnabeldrohen, wobei der sehr lange und spitze Schnabel leicht geöffnet wird. Läßt sich der Angreifer von dieser Drohhaltung nicht einschüchtern, fliegt der Verteidiger auf, und es kommt sofort zum Luftkampf.

Damophila juliae (Abb. 4). Als Sonderfall darf die mehrfach beobachtete elegante und äußerst wirksame Angriffsform gelten, die zwei Weibchen von *D. juliae* zeigten. Das eine Weibchen stürzte sich auf das ruhig auf einem Ast sitzende andere und setzt sich sofort auf den ihm entgegengereckten Schnabel, den seine Krallen umfaßten und schlossen. Durch sein Gewicht wurde der Kopf des nun völlig hilflosen, attackierten Weibchens nach unten gezogen; einem weiteren Absinken wirkte das angreifende Weibchen durch Schwirren entgegen. Dabei stach es mit seinem

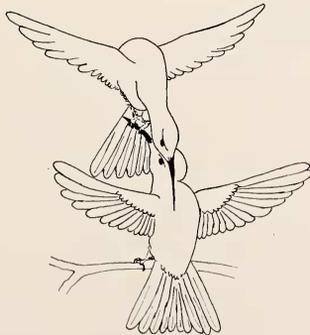


Abb. 4. Kampfverhalten bei *Damophila juliae*

Schnabel immer in den Rücken des wehrlosen Weibchens. Dieses brachte es schließlich fertig, eine halbe Rolle rückwärts um den Ast zu machen, was zur Trennung der beiden und anschließendem Luftkampf führte. Das Männchen zeigte dieses Verhalten nie, wurde aber auch nie in dieser Form angegriffen.

Eine mit *Damophila juliae* nahe verwandte Art, *Thalurania glaucopsis*, zeigte größeren Kolibris gegenüber das gleiche Angriffsverhalten, das ich wiederum nur bei Weibchen beobachtete. Allerdings waren die Angegriffenen stärker als der Angreifer, so daß sie sich diesem meist durch Abflug entziehen konnten.

2. Luftkämpfe

Das Ziel eines Luftkampfes ist immer die Vertreibung eines anderen Kolibris vom Futterplatz oder aus dem Revier. Je nach Art der Verteidigung und des Eindringlings wird eine der folgenden Verhaltensweisen gezeigt:

- a) Rauhes, scharrendes Schimpfen beim Nahen eines kleineren Kolibris,
- b) Rufen und Aggressivitätshaltung bei gleicher Größe oder gleicher Art des Gegners,

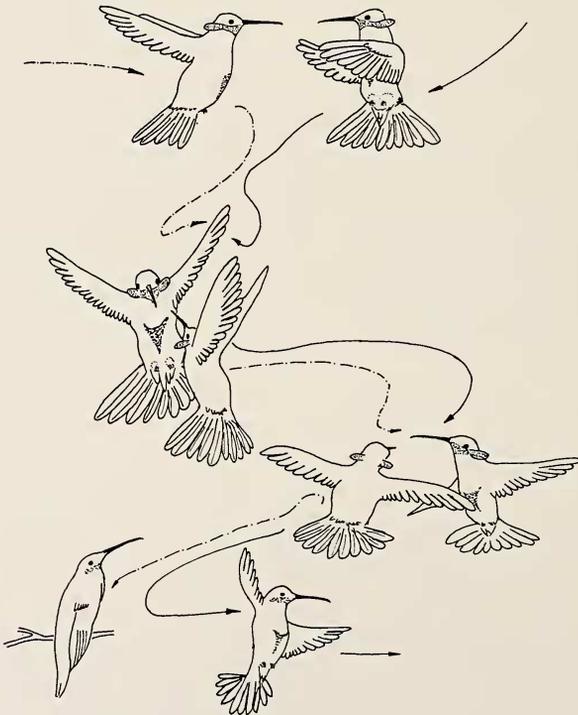


Abb. 5. Luftkampf bei *Colibri coruscans*

- c) sofortiges Auffliegen mit weit gefächertem Schwanz und Rufen als Fortsetzung von b),
- d) Zusammenprall der beiden Gegner in der Luft zu einem Kampf oder einer längeren Verfolgungsjagd.

Colibri coruscans (Abb. 5). Fliegt ein Tier derselben Art in geringer Nähe an einem Sitzenden vorbei, so wird in jedem Falle unter Kopfvorstrecken gerufen, manchmal auch die Aggressivitätshaltung eingenommen, oder es wird sogar verfolgt. Bei der Drohhaltung läßt *C. coruscans* die Flügel seitlich abgestellt hängen und stellt die Federohren etwas ab. Der Schwanz bleibt im Anfangsstadium noch zusammengefaltet. Erst wenn diese Drohhaltung ignoriert wird, kommt ein Fächern des Schwanzes dazu. *C. coruscans* besitzt eine „kugelförmige Drohzone“, wie sie von Immelmann (1961) für die australischen Meliphagiden beschrieben wurde. Während der Drohhaltung singt *C. coruscans* unter Flügelzittern den Gegner an. Im Gegensatz zum etwas leiseren und wohltonenderen Gesang ist dieses Abwehrsingen ein regelrechtes Kreischen, das von einem harten Schnärrlaut eingeleitet wird.

Die in ihrer Intensität recht unterschiedlichen Droh- und Verteidigungshandlungen sind in erster Linie durch das Allgemeinbefinden des Tieres bedingt. So tritt in Gefangenschaft eine scheinbare Rangordnung auf, die sich aber mehr in der Verdrängung des jeweils Schwächeren als in einer geordneten Reihenfolge äußert.

So habe ich beobachtet, daß in einer mit sechs *C. coruscans* besetzten Voliere der schwächste von den anderen fünf so bedrängt wurde, daß er sich nicht mehr zu rühren wagte. Alle fünf saßen in geringer Entfernung um ihn herum und griffen ihn bei der geringsten Bewegung an. Innerhalb weniger Stunden hatte sich die Situation soweit verschärft, daß bei scheuenden Handbewegungen nur noch die fünf Starken aufflogen. Gegen Abend und 10 Stunden später, ließ sich der geschwächte Vogel ohne Schwierigkeiten mit der Hand greifen.

Sehr häufig wird ein Reviereindringling verfolgt. Je nach seiner Stärke versucht er zu entkommen, wobei er viele Haken in der Luft schlägt, oder er stellt sich zum Kampf. Ein solcher Luftkampf läuft immer sehr rasch ab. Beide Tiere „stehen“ sich in der Luft mit gespreizten Schwänzen und abgestellten Federohren gegenüber. Aus dieser Grundstellung heraus sind zwei Varianten möglich:

- a) Einer von beiden stürzt plötzlich los und klatscht dem anderen die Flügel an den Körper. Beim Vorschnellen werden die Füße und der geöffnete Schnabel nach vorn gestreckt. Danach verkrallen und verbeißen sie sich ineinander und wirbeln unter schrillen Kreischen und Flügelklatschen schnell zu Boden. Dieser Vorgang läuft so rasch ab, daß es unmöglich ist, ihn genau zu verfolgen. In der Mehrzahl der Fälle trennen sich die

Vögel, noch bevor sie auf den Boden fallen. Nicht selten habe ich beobachtet, daß beim Durchfallen bis auf den Boden einer auf dem anderen saß. In solchen ausweglosen Situationen läßt der Unterlegene dann ein typisches Angstgeschrei hören.

- b) Diesem unter a) geschilderten Luftgefecht steht der reine Kommentkampf gegenüber. Die Schnäbel der beiden voreinander Schwirrenden berühren sich fast, und es erfolgt ein Hin- und Herstoßen auf eine Distanz von nur wenigen Zentimetern. Jedem Vorstoß des Gegners weicht der Angegriffene geschickt aus und geht im nächsten Augenblick selbst zum Vorstoß über. Dieses Vorschnellen erfolgt allerdings nicht nur in einer auf die Vorderseite des Partners zielenden Attacke, vielmehr versucht jeder den anderen von oben oder seitlich anzugreifen. Der so Angegriffene weicht jedesmal geschickt aus, indem er dem anderen nur die Vorderseite bietet. Nur ein einzigesmal habe ich beobachtet, daß sich aus solch einem Kommentkampf eine richtige Schlägerei entwickelte. Vielmehr kann sich jeder der beiden Kämpen in jeder Phase dieses Streites mit zusammengelegtem Schwanz und angelegten Federohren zurückziehen.

Dieses Zurückziehen mit „eingezogenen Aggressionszeichen“ geht ziemlich unmittelbar in die Verbergereaktion über, die übrigens bei allen in Gefangenschaft beobachteten Arten festgestellt wurde. Aus jeder Art von Streit heraus flieht der Unterliegende in eine dichte Deckung, wo man ihn dann in seiner starren, schlanken Haltung kaum entdecken kann. Nur in ganz wenigen Fällen, meist nach sehr langen Streitereien und Kämpfen habe ich beobachtet, daß der Verfolger auf den in Verbergelaltung Verharrenden mit dem Schnabel einstach. In solchen Situationen lassen die angegriffenen Tiere das schrille Angstgeschrei hören. Meist erfolgte ein solches Versagen der Verbergelaltung nach den unter a) beschriebenen Kämpfen. Es scheint in diesen speziellen Fällen so zu sein, daß das Aggressionspotential des Angreifers noch nicht genug erschöpft ist und es somit zu diesem sehr seltenen Verhalten kommt. Daß wohl nur eine Schwellenerniedrigung des Aggressionsdranges als Erklärung dieser Erscheinung in Frage kommt, geht sehr deutlich aus dem Normalverhalten von zwei ungleich starken Tieren (*Colibri coruscans*) hervor, die in einer deckungslosen Voliere gehalten wurden. Es stand ihnen nur ein einziges Futterröhrchen zur Verfügung, um das in der Regel sehr heftig gerauft wurde. Doch führte die vom β -Tier auf einem kahlen Ast gezeigte Verbergereaktion meist zur Beendigung des Konfliktes. Der durch die Verbergereaktion nicht gestoppte Aggressionsbetrieb kommt bei *Colibri coruscans* nicht sehr häufig, sondern nur nach längeren Kämpfen und bei der Revierverteidigung zum Vorschein.

Eine Demutsstellung (Abb. 6) habe ich verschiedentlich bei Überraschungsangriffen von hinten beobachtet. Dabei duckt sich der Angegriffene

auf den Ast, läßt Schwanz und Kopf hängen und rührt sich dabei nicht. Der Angreifer ließ in jedem Falle von ihm ab.

Nicht immer ist die Futterquelle Mittelpunkt des Territoriums, so vertreiben die Tiere andere von oft 2—3 m entfernt hängenden Röhren in der oben beschriebenen Manier. Die meist von hinten angegriffenen Vögel lassen sich blitzschnell nach unten durchfallen oder es kommt zum Kampf. Das Angreifen erfolgt bei *Colibri coruscans* in der Regel mit schnarrenden

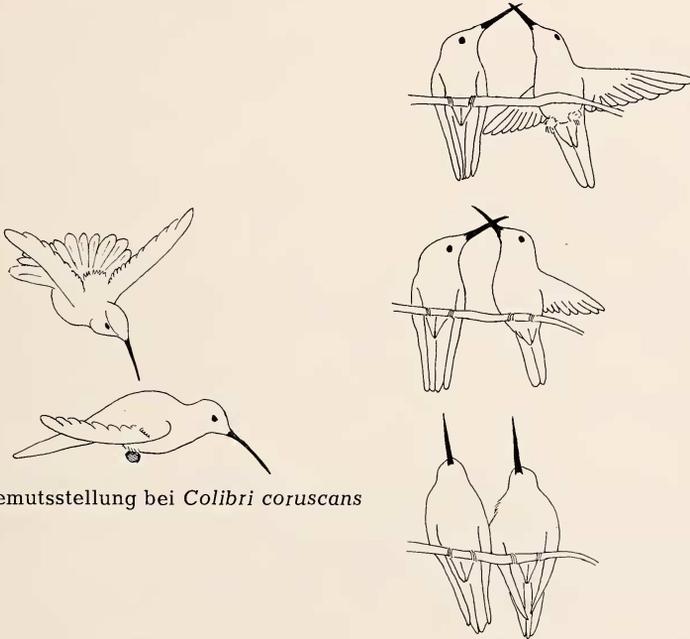


Abb. 6. Demutsstellung bei *Colibri coruscans*

Abb. 7. Schlafgemeinschaft zwischen *Amazilia tzacatl* und *Amazilia franciae*:
oben: Anflug von *tzacatl* (zusammengelegter Schwanz!), Mitte: Setzen und kurzfristiger Schnabelkontakt, unten: Zusammenrücken mit Körperkontakt

und zischenden Rufen. Weicht der Angegriffene nicht, so wird er mit dem Schnabel in den Rücken gestochen, in seltenen Fällen fliegen dabei Federn.

Nicht nur arteigene, sondern auch andere Kolibriarten werden von den bevorzugten Sitzplätzen oder von Futterröhren vertrieben. Dies geschieht durch Anfliegen mit gefächertem oder zusammengestelltem Schwanz, häufig wird dabei schnarrend gerufen. Das Vertreiben führt sehr oft zum Erfolg, wenn *Colibri coruscans* nur seinen rauhen Ruf ausstößt. Die so angerufenen kleinen Kolibris räumen schnell das Feld. Werden sie dabei verfolgt, was in 50 % der Fälle eintritt, suchen sie meist dichte Vegetation auf und

setzen sich schnell, wobei sie sich ganz schlank machen. Die Flügel werden an den Körper gepreßt und der Schwanz bleibt zusammengestellt. Der Tarneffekt des Stillsitzens bei der Verbergereaktion wird durch die meist grün gefärbten Rücken noch verstärkt. Außerdem blitzen die prächtig gefärbten Gefiederpartien im Schatten der Blätter nicht auf. Kolibris, die den Raum noch nicht genau kennen, fliegen im Gegensatz zu den erfahrenen Tieren immer nach oben.

Phaethornis yaruqui und *Threnetes ruckeri*

Das intraspezifische Kampfverhalten entspricht weitgehend dem von *Colibri coruscans*. Die Stellung des Schwanzes, gefächert oder zusammengestellt, ist ein Zeichen für den Aggressionszustand des Tieres. Besonders auffällig ist das ständige Wippen mit dem Schwanz, bei höchster Erregung habe ich einen Wippwinkel von 90° registriert. Flieht das unterlegene Tier in die Vegetation, wird die Verbergereaktion eingenommen. Sowohl bei diesem Verhalten als auch bei der nur selten beobachteten Demutsstellung wippt der Unterlegene nie mit dem Schwanz.

Werden sitzende Kolibris anderer Arten angegriffen, so spreizt der angreifende *Phaethornis yaruqui* den keilförmigen Schwanz extrem nach oben, der Rumpf liegt waagerecht in der Luft, Kopf und Schnabel zeigen nach unten auf den Gegner. Dabei fliegt er in kurzen Bögen vor dem Sitzenden hin und her und läßt in höchster Erregung einen scharfen, schnalzenden Laut hören.

Arten der Gattungen *Amazilia* — *Agyrtria* — *Chlorostilbon*

Die kleineren Arten dieser Gattungen kennen keinen Kommentkampf. Ihre aggressiven Handlungen gliedern sich deutlich in:

- a) Angriff mit sofortiger Flucht des Angegriffenen und
- b) Angriff und heftiges Zusammenprallen mit dem Angegriffenen.

Diese zwei Verhaltensweisen sind sowohl während der Revierverteidigung als auch bei der Verteidigung des Futterröhrchens und des Sitzplatzes zu beobachten.

1. Angriff mit sofortiger Flucht des Angegriffenen

Alle beobachteten *Amazilia*-Arten greifen mit gespreiztem Schwanz an, wobei fast immer der arteigene Angriffsruf zu hören ist. Die Angegriffenen flüchten sofort, ebenfalls mit gespreiztem Schwanz und laut rufend. Aus diesem Verhalten entwickelt sich nur selten ein regelrechter Kampf. Nach einigen Runden durch die Voliere läßt der Verfolger schließlich ab. Besonders auffallend ist es, daß die Verfolgten dem Angreifer immer den Rücken zukehren. Setzt sich der Angegriffene und ist der Verfolger unmittelbar hinter ihm am Sitzast, so nimmt der Sitzende sofort die

Demutsstellung ein, die Flügel und der Schwanz sind dabei — im Gegensatz zu *C. coruscans* — nach oben erhoben. In einem Fall beobachtete ich, daß sich der Verfolger im Rückengefieder des vor ihm Fliegenden festbiß, und sie beide so einige Runden durch die Voliere flogen.

Sehr selten habe ich die andere Demuthaltung bei der Gattung *Amazilia* beobachtet, bei der sich das angegriffene Tier auf dem Ast zusammenduckt, worauf der Angreifer von ihm abläßt.

2. Ernsthafter Kampf

Beim ernstlichen Kampf fliegen die Kolibris mit leicht geöffneten Schnäbeln, gespreizten Schwänzen und nach vorn gehaltenen Füßen aufeinander los. Beim Zusammenprall hört man wiederholt das Klatschen der Flügel. Die Gegner verkrallen sich ineinander und wirbeln zu Boden. Meist lösen sie sich kurz über der Erde voneinander, um dann in einiger Höhe erneut mit dem Streit zu beginnen. In einigen Fällen lag auch einer auf dem Boden und der andere saß darauf oder einer hatte sich in den Federn des anderen verbissen und wurde im Fluge hinterhergezogen. Kolibris können sich aber keine ernsthaften Wunden beibringen. Für die spitzen, aber nicht sehr harten Schnäbel ist die Haut zu dick, um durchstoßen zu werden. Die nadelfeinen Krallen können kaum durch das dichte Gefieder dringen.

Diese beschriebenen Verhaltensweisen können sich bei der Verteidigung des Territoriums oder der Nahrungsquelle ergeben.

Die Angriffslust erkennt man bei den kleinen Kolibri-Arten ebenso wie bei *Colibri coruscans* an den gefächerten, zur Seite gestellten Flügeln und dem gespreizten Schwanz. Eine Verwechslung mit der Trockenhaltung nach dem Bad, bei der ebenfalls der Schwanz gespreizt wird, ist ausgeschlossen, da die Flügel dabei immer dicht an den Körper gelegt werden.

Aglaeactis cupripennis

Die beobachteten Streitereien dieser Art können nicht in das bisher verwendete Schema eingeordnet werden. Meist liefen hier die aggressiven Aktionen nach einem ziemlich festen Schema ab:

- a) Das aggressiv gestimmte Tier fliegt mehrmals am anderen sitzenden vorbei und klatscht dabei mit den Flügeln, um sich
- b) gleich darauf von unten an den besetzten Ast anzuklammern, woraufhin beide Tiere die Flügel waagrecht abstellen, die Schwänze spreizen und mit den Schnäbeln aufeinander einstechen.
- c) Nach kurzer Zeit fliegt der sich bis dahin defensiv verhaltende Kolibri auf und versucht seinerseits anzugreifen, woraus sich ein Luftgefecht entwickelt, und beide Vögel unter schrillen Rufen zu Boden wirbeln.
- d) Anschließend sitzen sich die beiden noch kurze Zeit in Drohhaltung, also mit gespreizten Schwänzen und abgestellten Flügeln gegenüber, bis einer der beiden Kolibris auffliegt, um nach einiger Zeit wieder mit dem unter a) beschriebenen Flügelklatschen zu beginnen.

1. Wurden Kolibris auf offenen Flächen, z. B. einer Wiese, angegriffen, flüchteten sie zunächst einige Meter in die Höhe, um dann rasch eine dichte Deckung — Bäume, Sträucher, Waldränder — anzusteuern.
2. Werden die Kolibris nur wenige Meter vor einer solchen Deckung angegriffen, so flüchten sie blitzschnell im Tiefflug in den nächsten Busch oder Baum.

Nicht selten kommt es vor, daß die Vögel sowohl bei der über längere Distanz führenden Hochflucht als auch bei der nur kurzen Tiefflucht einander verfolgen. Hat der Verfolgte endlich die Deckung erreicht, so setzt er sich schnell in der Verbergehaltung auf einen Ast. Die vorzugsweise grüne Rückenfärbung bewährt sich dabei sehr gut als Tarnfarbe. Die rotbraune Färbung des Rückens bei *Selasphorus rufus* sieht dabei wie ein welkes Blatt aus.

Zusammenfassende Betrachtung des agonistischen Verhaltens

Bei fast allen aggressiven Handlungen, die die Kolibris in Gefangenschaft zeigten, konnte ich das eigentlich Auslösende des Kampfes erkennen. Es handelte sich stets um Vertreibung eines Tieres aus dem Revier, vom Futterröhrchen oder von der Badestelle. Die quantitative Häufigkeit der Luftgefechte gegenüber den Sitzgefechten ist einmal bedingt durch die extreme Anpassung des Kolibris an den Luftraum und zum anderen durch die große Individualdistanz. Die am häufigsten beobachtete Verhaltensweise in Freiheit ist die Luftaggression. Ob es sich bei den Sitzgefechten nur um ein gefangenschaftsbedingtes Verhalten handelt, weiß ich nicht sicher. Weder andere Autoren noch ich selbst haben je Kolibris in Freiheit beobachtet, die solch kleine Distanzen einhielten.

Das Hauptausdrucksmittel der Kolibris ist der Schwanz. Als Regel kann gelten: Zusammengestellter Schwanz drückt Friedfertigkeit aus, gespreizter die aggressive Stimmung des Tieres. Viel Arten haben prächtig gefärbte Schwänze oder spezielle Abzeichen im Schwanz, die sicherlich als Auslöser dienen, doch daß sie wirklich eine Rolle im Kampf spielen, kann nur vermutet werden. Eine weitere Steigerung bringt die Flügelstellung. Werden die Flügel beim Sitzen extrem weit zur Seite gestellt, so ist die höchste Aggressionsstellung erreicht, dem Abflug zum Gegner steht nichts mehr im Wege.

Neben Schwanz und Flügeln sind abspreizbare Federpartien Ausdrucksmittel der Aggressivität. Ob die Federohren von *Colibri coruscans* z. B. auch bei der Balz eine Rolle spielen, ist unbekannt. Viele andere Arten besitzen vornehmlich an Kopf und Hals solche „flexiblen Abzeichen“, die bei der Balz abgespreizt werden. Allerdings sind hier die Kämpfe noch nicht beschrieben worden. Nur bei gefangengehaltenen Männchen der Arten *Calypste anna* und *Selasphorus rufus* habe ich ein Abspreizen des Halsschildes bei aggressiver Haltung beobachtet.

Die Schwänze der Kolibris sind nicht nur oft prächtig gefärbt, sondern häufig auch sehr verschieden gestaltet. Neben seiner flugtechnischen Funktion bringt der Schwanz die Stimmung des Tieres zum Ausdruck. Das drohende Tier vergrößert sich nicht nur durch Spreizen des Schwanzes oder durch Abstellen „flexibler Abzeichen“, sondern auch durch die Stellung der Flügel. Mit dieser Drohgeste, also dem seitlichen Abstellen der Flügel, ist die Grenze des Sitzdrohens erreicht. Das Hochstellen der Flügel symbolisiert die Bereitschaft zum Abfliegen, zum Beginn des Luftkampfes. Diese Bewegung hat sich aus der Abflugsintension entwickelt und wird von den Kolibris sowohl als aggressive wie als defensive Drohgeste gezeigt. Aggressiven Charakter hat dieses Verhalten beim Sitzgefecht von *Colibri coruscans*, während es bei der Balz von *Amazilia franciae* (Poley 1968) eine defensive Rolle hat.

Fliegende Kolibris ohne „flexible Abzeichen“ sind beim Drohen nur auf Fluggeräusch, Stimme und Schwanz angewiesen. Die schrillen, schnarrenden und kreischenden Rufe lassen alle Arten bei Aggressionshandlungen hören. Auch der gespreizte Schwanz wird beim Fliegen gezeigt, obwohl dadurch die Schnelligkeit des Fluges deutlich gemindert wird. Bis auf die Luftaggression sind alle anderen Verhaltensweisen des Kampfes nur in Gefangenschaft beobachtet worden. Im Freileben reagieren angegriffene Tiere in der Regel mit Flucht, und die den Kolibris als typisch und arteigen nachgesagte Aggressivität führt nur in Gefangenschaft ohne ausreichende Fluchtmöglichkeit zu tödlichen Situationen.

II. Soziales Verhalten

Bislang waren soziale Verhaltensweisen bei Kolibris nur wenig bekannt und Beobachtungen ausschließlich darüber auf folgende Perioden des Individuallebens beschränkt:

1. Gruppenbalz der Männchen bei einigen Arten
2. Hochzeitsflüge mit anschließender Kopulation
3. Aufzucht der Jungen durch das Weibchen
4. „Brutkolonien“ bei einigen Arten
5. Spielflüge der Jungvögel

Kolibris sind Vögel mit großer Individualdistanz, doch gibt es nicht wenige Gelegenheiten, bei denen diese Distanz weitgehend verringert wird. Dabei erfolgen agonistische Handlungen nur noch sehr selten oder gar nicht. Während der Abbau der großen Individualdistanz bei Balz, Kopulation und Aufzucht der Jungen biologisch sinnvoll und geradezu selbstverständlich ist, weisen Gruppenbalz, Spielflüge und „Koloniebrüten“ darauf hin, daß gewisse soziale Relikte bei den Kolibris noch vorhanden sein müssen. Es dürfte sehr schwierig sein, die folgenden in Gefangenschaft beobachteten Verhaltensweisen auch in Freiheit zu sehen. Mir ist es z. B. selbst in einem

gut überschaubaren Gebiet niemals gelungen, einen schlafenden Kolibri zu finden, obwohl der Schlafplatz, eine relativ dichte Rosenhecke, nur eine Länge von 15 m hatte.

Die Verringerung der Individualdistanz findet in Gefangenschaft unter den verschiedensten Bedingungen statt, die vielleicht zum Teil haltungsbedingt sind, bei denen die Individualdistanz auf ein Minimum, ja sogar bis zur Berührung zusammenschrumpft.

1. Kolibris werden in sehr kleinen Kisten versandt, in denen sie sehr dicht beieinander sitzen müssen. In den ersten Tagen der Quarantäne lebten sie zwar in Volieren, die, gemessen am Volumen der Transportkisten, geräumig waren, doch konnte ich immer wieder beobachten, daß sich die Tiere nur auf den oberen Ästen aufhielten. Dabei war die Individualdistanz immer geringer als die Schnabdistanz, die sonst immer respektiert wird.
2. Hing nur ein einziges Röhrchen in der Voliere, so tranken alle Kolibris aus ihm, ohne sich durch andere, die daneben schwirrten oder saßen, stören zu lassen. In Extremsituationen, besonders nach längeren Hungerzeiten, saßen zwei Kolibris vor dem Röhrchen, während gleichzeitig einer von hinten oben und einer von unten zu trinken versuchten.

Häufig ergaben sich diese Situationen sogar bei normalen Volierenverhältnissen, d. h. bei genügender Anzahl von Futterröhrchen. Es war stets so, daß mehr Trinkgelegenheiten vorhanden waren, als Vögel in der Voliere gehalten wurden. Ganz plötzlich bevorzugt ein Teil der Tiere ein bestimmtes Röhrchen, das innerhalb kurzer Zeit ausgetrunken wurde. Diese Bevorzugung von Futterstellen erfolgte meist spontan, sie konnte sich von einem Tag auf den anderen ändern. Da alle Röhrchen das gleiche Futter enthielten, untereinander ausgetauscht wurden und sich die bevorzugten Stellen nicht im mindesten glichen, kann hier eine spontane Bevorzugung angenommen werden. An diesen Futterröhrchen trafen sich bis zu vier Kolibris verschiedener Arten, ohne daß zwischen ihnen ein Streit ausbrach. Oft wurde ein vom Revierinhaber verteidigtes Röhrchen zum Mittelpunkt dieser Zusammenkünfte. Während der Inhaber damit beschäftigt war, einen Kolibri zu vertreiben, kamen andere und tranken nur aus diesem Röhrchen, obwohl ihnen überall in der Voliere Futter zur Verfügung stand.

3. In den Volieren waren kleine Wasserstellen vorhanden, die zum Teil zu gewissen Tagesstunden in Betrieb genommen wurden. Der Drang zum Wasser ist dann bei allen Tieren so groß, daß die Individualdistanz an der Tropfstelle ebenfalls vermindert wird. Häufig sitzen die Kolibris nur 1—2 cm auseinander und baden. Beim Flügelschütteln benötigt jedes Tier mehr Raum, und die Situation wird kritisch. Die Reihenfolge der Badenden wird dann meist durch Abflug eines Tieres unterbrochen. Nicht selten war die Badestelle in das Revier eines einzelnen Kolibris mit eingeschlossen. Es ergaben sich dabei ähnliche Situationen wie beim gemeinsamen Trinken aus einem verteidigten Röhrchen. Während der Revierinhaber einen Eindringling vertrieb, nutzten die anderen schnell die Gelegenheit zu einem kurzen Aufenthalt im Spritzwasser aus. Die aggressive Tätigkeit des Revierinhabers ließ aber beim Verteidigen der Wasserstelle schneller nach als beim Verteidigen eines Trinkröhrchens.
4. War in den Volieren nur einer der Heizstrahler eingeschaltet, so drängten sich die Vögel unter Mißachtung der Individualdistanz in den Bereich der Wärmestrahlen. Bei diesen Gelegenheiten kam es nur ganz selten zum gegenseitigen Androhen. Auch in den größeren Volieren, wo genügend Heizstrahler und darunter ebenfalls genügend Äste angebracht waren, konnte ich dieses Verhalten beobachten.
5. Am meisten wird die Individualdistanz oft während der Nacht verringert. Es bildeten sich in den Volieren regelrechte Schlafzentren, es waren dies sehr hoch

angebrachte, weitgehend waagerechte Äste und Stellen mit dichter Vegetation, ebenfalls hochlegen. Hier saßen dann die Kolibris dicht nebeneinander, in vielen Fällen konnte ein Berühren der einzelnen Vögel beobachtet werden. Am Morgen lösten sich diese Schlafgesellschaften ohne Streit wieder auf. Besonders überrascht hat mich die Tatsache, daß sogar Frischfänge schon in der ersten Nacht unter Berührung miteinander schliefen.

Eine Schlafgemeinschaft (Abb. 7) zwischen je einer *Amazilia tzacatl* und *A. iranciae* bestand viele Monate. Nacht für Nacht schliefen beide auf demselben Ast. Erst der Tod der *Amazilia tzacatl* beendete diese Gemeinschaft. Ein Männchen und ein Weibchen von *Colibri coruscans* schliefen ebenfalls mit Berührung im Schatten eines Blattes, auch diese Gemeinschaft bestand viele Monate. Am Tage konnte keine Annäherung zwischen diesen Individuen beobachtet werden. Die Schlafgemeinschaften finden sich abends bei einer bestimmten Helligkeit zusammen, wie ich bei vielen Beobachtungen feststellen konnte. Kolibris sind auch in der Dämmerung noch lange aktiv — sowohl im Freileben als auch in Gefangenschaft — und müssen eine ihnen zum Schlafen zusagende Stelle schon länger kennen, denn zum Suchen einer solchen Schlafstelle ist es dann meist schon zu dunkel. Kolibris, denen keine natürliche Dämmerung geboten werden kann, wo also das Licht ganz plötzlich ausgeht, gehen sehr bald etwas eher schlafen. Schon nach wenigen Wochen Gewöhnung an eine bestimmte Beleuchtungsdauer mit einer genau festgelegten Zeit des Erlöschens des Lichts haben sich auch Frischfänge an diesen Rhythmus gewöhnt und suchen noch bei voller Beleuchtung ihre Schlafplätze auf.

Bei diesem Reihen- oder Gesellschaftsschlafen wird eine Gleichsinnigkeit der Richtung bevorzugt. In zwei Drittel aller Schlafgesellschaften sitzen die Kolibris so, daß ihre Schnäbel in eine Richtung weisen.

6. Eine Steigerung dieses abendlichen Kontaktsuchens beobachtete ich bei drei Arten auch am Tage. Ein Männchen und zwei Weibchen von *Metallura thyriathina* suchten auch tagsüber Berührung mit den Artgenossen. Die Initiative ging während der ganzen Beobachtungsphase nur von den beiden Weibchen aus. Sie rückten beide an das Männchen, nahmen aber bei seinem Verschwinden auch Kontakt miteinander auf.

Beim aktiven Aufsuchen des Kontaktes zwischen zwei Weibchen konnte ich nur zweimal einen Streit registrieren. In der Mehrzahl der Fälle trippelte eines der beiden Weibchen auf das andere zu und schmiegte sich an. Fand dieses Zusammentreffen zufällig unter einem Heizstrahler statt, so sonnten sie sich gemeinsam, ohne sich zu stören. Auch bei Putzbewegungen eines Partners wurde die Situation nie kritisch. Ich habe beobachtet, daß ein Weibchen seinen Schnabel nach dem Trinken sowohl vor den Füßchen des Männchens als in einem Falle direkt an den Füßchen abwischte. Auch dabei zeigte das Männchen keine aggressive Reaktion. Putzten sich beide gemeinsam, so kam es mitunter vor, daß sie mit den Schnäbeln ins Gefieder des Nachbarn kamen und dort ein wenig weiterputzten. Es fehlte auch hier, wie in allen anderen Fällen, eine aggressive Handlung. Eine regelrechte soziale Gefiederpflege konnte nicht beobachtet werden.

Zum größten Teil wurden Berührungen des Männchens mit dem Weibchen registriert, wobei in jedem Falle die Aktivität von einem Weibchen ausging. Nur wenn das Männchen nicht gefunden werden konnte, trippelten auch die beiden Weibchen aufeinander zu und kuschelten sich zusammen. Beim Auftauchen des Männchens trennten sie sich sofort, und das aktivere Weibchen näherte sich schwirrend dem Männchen, dabei hatte es seinen Schwanz zusammengestellt. Schließlich ließ es sich wenige Zentimeter neben dem Männchen nieder und trippelte die Reststrecke auf ihn zu. Beim Berühren erfolgte ein gegenseitiges, kaum merkliches Hin- und Herschieben, bis endlich Ruhe eintrat. Beim Nähern des Weibchens an das Männchen kam es einige Male zu Handlungen, die an eine Balz erinnern. Oft kam dann auch das andere Weibchen herbei und schmiegte sich ebenfalls an einen der beiden bereits aneinander geschmiegt Vögel an. Bei diesen Dreiergemeinschaften hatte das Männchen ebensooft den Platz zwischen den beiden Weibchen wie die Randposition inne.

Wenige Male konnte auch ein interspezifischer Kontakt gesehen werden; dabei ging die Aktivität von einem *Metallura*-Weibchen aus, das sich an einen Vogel unbestimmten Geschlechtes von *Eriocnemis luciani* anschmiegte. *Eriocnemis* zeigte dabei keine Abwehrreaktionen, doch trennten sich die beiden relativ rasch wieder.

Dieses aktive Aufsuchen des körperlichen Kontaktes konnte ich deutlich noch bei zwei weiteren Arten — *Eriocnemis luciani* und *Heliangelus viola* —, wenngleich auch seltener, beobachten. Bei der geschlechtsdimorphen Art *Heliangelus viola* ging die Aktivität von den Weibchen aus, bei *Eriocnemis luciani* sind die Geschlechter äußerlich nicht zu unterscheiden. In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, daß auch bei der Balz die Weibchen aktiver als die Männchen sind.

7. Balz bei *Amazilia franciae*:

Eine weitere, von Kolibris nicht erwartete Verhaltensweise ist das Balzfüttern von *Amazilia franciae* (Poley, 1968). Im Gegensatz zur dynamischen Balz (Skutch 1940, Wagner 1954) ist die Balz von *Amazilia franciae* eine statische. Doch geht auch hier die Aktivität genau wie bei der dynamischen Balz vom Weibchen aus. Dieses verfolgt das Männchen mit seinen Anträgen und füttert es nach gewissen Beschwichtigungsverhalten mit hochgewürgtem Nahrungssaft, worauf dann die Kopulation erfolgt, vor der das Männchen die Kloake des Weibchens ableckt.

8. Eine ebenfalls soziale Verhaltensweise sind die alternierenden Spielflüge von *A. franciae* (Abb. 8). Die Ausgangssituation ist meist folgende: Ein Kolibri schwirrt auf der Stelle, vielleicht auf der Suche nach Fliegen. Plötzlich stürzt von oben ein Artgenosse auf ihn herab und überfliegt ihn ganz dicht. Nach ca. 1 m verharrt er schwirrend in der Luft und dreht sich nach dem anderen um. Der soeben Überflogene hat nach kurzem Absinken seine Position nach oben verbessert und wiederholt nun das Überfliegen in der gleichen Art und Weise.

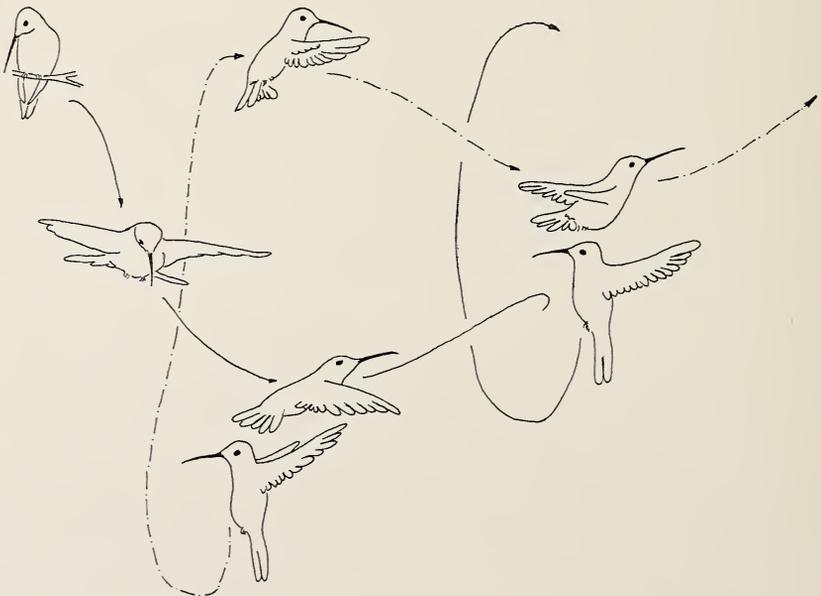


Abb. 8. Alternierender Spielflug bei *Amazilia franciae*

In der relativ engen Voliere kann dieses Spiel bis zu zehn Mal wiederholt werden. Zu einem ernsthaften Kampf kommt es bei diesem streng interspezifischen Verhalten nie.

Diskussion

„Kolibris sind in der Regel ungesellige, äußerst unduldsame und streitlustige Vögel“ (Grzimek 1969). Dieser Satz aus Grzimeks Tierleben (1969) ist nicht allgemeingültig. Zunächst einmal müssen Gefangenschaftsbeobachtungen zur Unterstützung der These von der großen Aggressivität der Kolibris wohl gänzlich ausgeschlossen werden, da die biologischen Voraussetzungen für ihre Haltung weder im Zoologischen Garten noch beim Liebhaber gegeben sind. Wie ich an anderer Stelle noch ausführlich begründen werde, kann ein kleiner Vogel dem Besucher eines Zoos deutlich nur in einem kleinen Behältnis zur Schau gestellt werden. Kolibris hingegen verlangen große Volieren, damit sie sich nicht nur richtig ausfliegen, sondern auch genügend große Reviere abgrenzen können. In den zu kleinen Volieren wächst natürlich die Gefahr, daß abgeschlagene Vögel nirgends an die Futterfläschchen kommen und verhungern. Also sind in Gefangenschaft Aggression und deren Folgen die hervorstechendsten Eigenschaften der Kolibris. Wären größere Volieren für die Kolibris vorhanden, so könnten auch Balz und Spiel beobachtet werden, die sonst von aggressiven Verhaltensweisen unterdrückt werden.

Für das Freileben kann als allgemeingültig gesagt werden, daß mit Verschlechterung des Nahrungsangebotes die Streitlust steigt (Wagner 1959). Der biologische Sinn dieses Verhaltens, das auch ich beobachtet habe, liegt darin, daß eine gewisse Anzahl von Blütenpflanzen eben nur Nahrung für ein Tier bietet. Je weniger Blumen blühen, desto größer werden die Reviere, es kommt zur Überlappung, zu Streitereien. Eindringlinge in solche Nahrungsreviere müssen deshalb vertrieben werden, wenn die Nahrung knapp ist. Im übrigen scheinen auch gewisse meteorologische Umstände aggressionsstimulierend zu wirken. Vor Gewittern streiten sich Kolibris besonders lange und heftig.

Trotzdem erachte ich den Ausdruck „Streitlust“ als zutreffend, denn häufig verfolgen Kolibris andere Kleinvögel, offensichtlich aus reiner Lust an aufregenden Flugmanövern. So habe ich Verfolgungsflüge zwischen Kolibris und Schwalben ungleich häufiger beobachtet als mit weniger fluggewandten anderen Kleinvögeln.

Streitereien untereinander gehen Kolibris sogar aus dem Wege, indem sie das Fluggeräusch oder einen Alarmruf respektieren. Sollte ein Zusammenprall stattfinden, sind Flucht, Verbergereaktion und Demuthaltung Auswege aus solchen Situationen.

Als aggressionsauslösend wirken waagrecht abgestellte Flügel und gespreizte Schwänze, letzte tragen oft auffällige Abzeichen oder haben oft

spezifische Formen. Im Gegensatz zu Rising (1965) konnte ich niemals feststellen, daß diese Abzeichen am gespreizten Schwanz des Blaukehlkolibris (*Lampornis clemenciae*) aggressionshemmend wirken. Risings Skizzen lassen vielmehr die „Rolle nach rückwärts“ als Defensivgebärde vermuten. Allerdings sind Deutungen von Freilandbeobachtungen dieser ungemein flinken Tiere nach Kenntnis des Gefangenschaftsverhaltens ungleich leichter.

Die Verteidigung von Revieren betrifft nahezu ausschließlich Nahrungsreviere. Wagner (1952, 1959) hebt geradezu als typisch hervor, daß bei den Kolibris im mexikanischen Hochland die Weibchen mit der Verteidigung der Nestreviere aufhören, wenn sie mit der Bebrütung der Eier beginnen. Der Sinn einer Aggression am Nistort ist meist nach Vollendung des Nestes erreicht, die rivalisierenden Weibchen sind von diesem günstigen Standort vertrieben worden und haben mittlerweile an anderer Stelle genistet. Cody (1968) berichtet, daß die Nestreviere von *Calypte costa*, die im zeitigen Frühling in Kalifornien brütet, nicht mit den Nahrungsrevieren der nordamerikanischen Wintergäste (*Selasphorus rufus*, *S. sasin*, *Stellula calliope*) zusammenfallen. Von zwei *Calypte-costa*-Weibchen, die ihr Revier inmitten der Überwinterer hatten, fand Cody keine Nester. Es liegt also der Verdacht nahe, daß sie keine hatten und es sich lediglich um Nahrungsreviere handelte ("but their nests, if they had any, were not found").

Dieser Befund steht im Einklang mit den Beobachtungen Pitelkas (1942), von dem wir die genauesten Darstellungen des Territorialverhaltens bisher erhalten haben (Pitelka 1951, Legg und Pitelka 1956), und denen ich mich auf Grund eigener Beobachtungen voll anschließe. Die territoriale Aktivität, das Aggressionsverhalten also, erlosch weitgehend, als auch die Blumen verblühten und eine Attraktion des betreffenden Gebietes für andere Kolibris wegfiel. Pitelka glaubt: "One of the chief stimuli for an attack flight is the buzzing-humming sound of the wings." Das Fluggeräusch signalisiert demnach nicht nur dem gewissermaßen ahnungslosen, an einer Blüte trinkenden Kolibri das Nahen eines potentiellen Vertreibers oder Angreifers, sondern auch einem Revierinhaber das Eindringen eines Fremdlings.

Die beobachtete Streitlust und die Territorialität in einem Nahrungsrevier sind für alle Kolibriarten typisch (Bent 1940, Henshaw 1886, Ridgway 1892, Moore 1939, Berlioz 1932, 1934, Woods 1927). Auf Grund eigener Beobachtungen muß die Aussage von Skutch (1940) eingeschränkt werden, daß wegen der großen Aggressivität an einem kommunalen und sozialen Beziehungsschema gezweifelt werden muß. Es wird im Felde wohl einzig und allein vom Zufall abhängen, einmal die Gefangenschaftsbeobachtungen sozialer Natur zu bestätigen, doch kann meiner Meinung nach nicht an einem tatsächlichen Vorhandensein dieser Verhaltensweisen gezweifelt werden, was nicht allein durch das Verhalten von Frischfängen unterstützt wird.

Zusammenfassung

1. Das aggressive Verhalten von Kolibris in Gefangenschaft wird beschrieben und
2. mit dem Verhalten freilebender Tiere in Mexico verglichen.
3. Beobachtungen zum eindeutig sozialen Charakter der Kolibris werden mitgeteilt.
4. Die Ergebnisse werden diskutiert.

Summary

1. The aggressive behaviour of hummingbirds in captivity is described and
2. compared with the behaviour of wild birds in Mexico.
3. Some observations from undoubted social behaviour of hummingbirds are described.
4. The results are discussed.

Literatur

- Bent, A. C. (1940): Life histories of North American cuckoos, goatsuckers, hummingbirds and their allies. U. S. Nat. Mus. Bull. 176.
- Berlioz, J. (1932): Contribution a l'étude des Trochilidés du Mexique. Oiseau 4: 120—132.
- (1934): Contribution a l'étude biogéographique des Trochilidés du Brésil oriental. Oiseau 4: 414—424.
- Cody, M. L. (1968): Interspecific territoriality among hummingbirds species. Condor 70: 270—277.
- Henshaw, H. W. (1886): List of birds observed in summer and fall on the upper Pecos River, New Mexico. Auk 3: 73—80.
- Immelmann, K. (1961): Beiträge zur Biologie und Ethologie australischer Honigfresser. J. Orn. 109: 37—42.
- Legg, K., und F. A. Pitelka (1956): Ecologic overlap of Allen and Anna Hummingbirds Nesting at Santa Cruz, California. Condor 58: 393—405.
- Moore, R. T. (1939 a): The Arizona broad-billed hummingbird. Auk 56: 313—319.
- (1939 b): Habits of white-eared hummingbird. Auk 56: 442—446.
- Pitelka, F. A. (1942): Territoriality and related problems in North American hummingbirds. Condor 44: 189—204.
- (1951): Ecologic overlap and interspecific strike in breeding populations of Anna and Allen Hummingbird. Ecology 32: 641—661.
- Poley, D. (1968): Beitrag zum Balzverhalten der Kolibris. J. Orn. 109: 37—42.
- Ridgway, R. (1892): The hummingbirds. Rep. U. S. Nat. Mus. 1890: 253—383.
- Rising, J. D. (1965): Notes on behavioral responses of the Bluethroated hummingbird. Condor 67: 352—354.

- S k u t c h , A. (1940): *Hylocharis leucotis* in: B e n t , Life histories of North American Cuckoos, Goatsuckers, Hummingbirds and their allies, p. 452—464.
- W a g n e r , H. O. (1952): Beitrag zur Biologie des Blaukehlkolibris *Lampornis clemenciae* (Less.). Veröff. Mus. Bremen, Reihe A 2, p. 5—44.
- (1954): Versuch einer Analyse der Kolibribalz. Z. Tierpsych. 11: 182—212.
- (1959): Beitrag zum Verhalten des Weißhrkolibris (*Hylocharis leucotis* Vieill.). Zool. Jb. (Syst.) 86: 253—302.
- W o o d s , R. S. (1927): The hummingbirds of California. Auk 44: 297—318.

Anschrift des Verfassers: Dr. Dieter Poley, Tiergarten Heidelberg, 69 Heidelberg 1, Tiergartenstraße.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Tübingen,
Direktor: Professor Dr. K. G. Grell)

Beschreibung zweier neuer europäischer Inocelliiden (Insecta, Raphidioptera), zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie und Phylogenie der Kamelhalsfliegen

Von

KARL-ERNST LAUTERBACH

Inhalt

A. Einleitung	219
B. Beschreibung der Arten	220
C. Zur vergleichenden Morphologie und Phylogenie der Raphidioptera	229
1. Kopf und Prothorax	229
2. Männlicher Genitalapparat	236
3. Wert der Media anterior als taxionomisches Merkmal	247
D. Zusammenfassung	249
E. Summary	250
F. Erklärung der Abkürzungen	251
G. Literatur	251

A. Einleitung

Die beiden hier beschriebenen Arten sind auf Grund der Ausbildung der Media anterior im Hinterflügel und des Baus des männlichen Genitalapparates in die Gattung *Fibla* Navás 1919 zu stellen. Diese Gattung der Inocelliidae enthält bisher nur einen in seiner Artberechtigung gesicherten Vertreter, *Fibla maclachlani* (Albarda 1891). Sein bisher bekanntes Verbreitungsgebiet umfaßt Sardinien, Korsika, Sizilien und Kalabrien (Aspöck 1966).

Navás (1915, 1928) hat zwei weitere Arten von der Iberischen Halbinsel beschrieben, die nicht mehr identifizierbar sind, *Fibla hesperica* aus Portugal und *Fibla (Burcha) hispanica* aus Spanien. Es erscheint daher angebracht, von der Iberischen Halbinsel stammendes Material der Gattung neu zu beschreiben (s. Aspöck 1966). Von Kreta ist bisher nur das Weibchen einer unbeschriebenen Art bekannt (Aspöck 1966). Das hier beschriebene Männchen von derselben Insel könnte zu dieser Art gehören.

Eine eindeutige Beschreibung der Raphidiopteren ist nur an Hand einer genauen Darstellung des männlichen Genitalapparates möglich. Zur Untersuchung desselben wurden die letzten Abdominalsegmente abgetrennt, in 10% KOH mazeriert und anschließend in Glycerin übergeführt.

Während der Untersuchung des Genitalapparates der hier beschriebenen Arten fielen die erheblichen Unterschiede auf, die im Bau dieses Organkomplexes zwischen den Inocelliidae und Raphidiidae bestehen. Da eine vergleichende Untersuchung des männlichen Genitalapparates der Raphidioptera bisher völlig fehlte, wurde alles verfügbare Material aus dieser Ordnung für eine solche herangezogen. Es ergaben sich Homologien, die von den bisher in der taxionomischen Literatur vertretenen Anschauungen erheblich abweichen. Die Ergebnisse dieser Untersuchung werden ausführlich dargestellt. Um den Vergleich mit früheren Artbeschreibungen nicht zu erschweren, wurden in diesen und den Abbildungen die bisher gebräuchlichen Bezeichnungen noch einmal verwendet. Ferner ergab sich, daß die bisher für die Abgrenzung der Gattungen der Raphidioptera herangezogenen Merkmale einer phylogenetisch begründeten Betrachtungsweise nicht standhalten. Der Wert dieser Merkmale wird diskutiert. Die Untersuchung der Morphologie von Kopf und Prothorax der Inocelliidae zeigte, daß die Angaben der Literatur über diese beiden Körperregionen fast ausschließlich auf den bei den Raphidiiden vorliegenden Verhältnissen basieren. Dies ist zweifellos eine Folge der außerordentlichen Seltenheit der Vertreter der Inocelliidae. Die vom phylogenetischen Standpunkt aus bemerkenswerten Unterschiede im Bau von Kopf und Prothorax zwischen beiden Familien der Raphidioptera werden geschildert und diskutiert.

Für die Überlassung des wertvollen Materials für diese Untersuchung bin ich Fräulein cand. rer. nat. Elke Weimer und den Herren Dr. G. Mickoleit und cand. rer. nat. W. Rupprecht, Tübingen, sowie den Herren Dr. B. Mannheims (†) und Dr. Clas Naumann, Museum Alexander Koenig, Bonn, zu Dank verpflichtet. Fräulein Weimer und Dr. Mannheims danke ich außerdem für die Erlaubnis zur Beschreibung der beiden neuen Arten. Herrn Professor Dr. K. G. Grell bin ich für die Überlassung eines Arbeitsplatzes in seinem Institut verpflichtet.

B. Beschreibung der Arten

Fibla pyrenaica nov. spec.

Beschreibung des Holotypus:

1 Männchen, Spanische Pyrenäen, Provinz Huesca, Umgebung Jaca, Peña del Oroel, ca. 1000 m, 19.—23. VI. 1967. Elke Weimer leg. (Coll. Lauterbach). Das vorliegende Exemplar ist in Alkohol konserviert.

Kopf (Abb. 1 A, B): Kopfkapsel schwarz mit hellem Fleckenmuster. Wangenregion fast parallel, nur leicht gerundet, in der Mitte am breitesten, zum schmalen Hinterhaupt (Halsstück) jäh gerundet stumpfwinklig verengt. Die Medianfurche (Coronalnaht) deutlich. Mandibeln und Labrum braun. Letzteres am Vorderrand deutlich ausgerandet, die Außenecken abgerundet kurz behaart, rostral breiter als an der Basis. Clypeus basal braun, rostral gelb, membranös. Augen hell grauviolett gefärbt. Antennen: links abgebrochen, rechts mit 49gliedriger Geißel, die Glieder 35 bis 38 auffällig tordiert (Abb. 6 b), braun gefärbt, zur Spitze hin etwas heller werdend. Endglied etwas länger als die vorhergehenden, spindelförmig, die anderen Glieder